Die Rhabdoide von Drosera rotundifolia L.

von

A. J. M. GARJEANNE.

In einer vorläufigen Mitteilung vom 5en Sept. 1885 beschreibt W. Gardiner[1]) zum ersten Male eigentümliche nadel- und spindelförmige Structuren in den Oberhautszellen von *Drosera dichotoma.* Diese ursprünglich Plastoide, aber in einer Schlusznote „Rabdoide" genannten Gebilden sollen nach Gardiner bei den Aggregationserscheinungen sich erst krummen und später in linsenförmige oder kugelförmige Stücken auseinander fallen. Weiter gibt er an, dasz die Rhabdoide kleiner werden, wenn die Tentakeln längere Zeit gereizt worden sind und meint nun, dasz die Rhabdoide Reserveorgane darstellen, deren Reservestoff während der Secretion verbraucht wird. Anhangsweise wird angegeben, dasz auch bei Drosera rotundifolia und anderen, nicht genannten Arten Rhabdoide vorkommen wie auch bei Dionaea.

Wenn nun auch Drosera ein beliebtes Objekt für allerhand physiologische und zytologische Studien ist, so haben doch die Rhabdoide Gardiners nur verhältnismäszig wenig Beachtung gefunden und eigentlich weisz man jetzt über ihre Bedeutung nicht mehr als zu Gardiners Zeiten.

---

[1]) Proc. of the Royal Soc. of London. Vol. 39. S. 229. (1885).

Macfarlane[1]) hat zwar 1892 die Rhabdoide bei Dionaea beobachtet, bemerkt aber, dasz sie in Folge einer Reizung nicht an Grösze abnehmen. Pfeffer sagt 1904 in seiner „Pflanzenphysiologie":[2]) „Es ist auch noch fraglich, was es für eine Bewandtnis mit dem von Gardiner Rhabdoid genannten, geformten Körper hat, der nach diesem Autor bei Drosera und Dionaea in Folge einer Reizung an Masse abnimmt" u.s.w.

Molisch sägt 1913 (Mikrochemie der Pflanze): „Vielleicht sind sie Proteinkörper". Diels erwähnt sie in seiner Monographie der Droseraceae in „Das Pflanzenreich" gar nicht.

Im Sommer 1918 habe ich die Rhabdoide bei Drosera rotundifolia genauer untersucht. Besonders günstig für die Beobachtung zeigten sich die Kelchblätter der jüngeren Blüten, während sie in den älteren Fruchtkelchen verschwunden sind. Die Rhabdoide fanden sich aber allein in den Oberhautszellen der Aussenseite vor, die auch besonders reich an Stomata ist. Wird ein geeignetes Kelchblatt oben mit der Pinzette angefasst, so gelingt es leicht es so abzuziehen, dasz noch ein Stück der Epidermis von dem becherförmigen Basalteil der Blüte mit abgerissen wird. Das Kelchblatt wird sofort in Wasser untersucht. Man findet dabei Folgendes:

Die Zellen der Auszenepidermis sind bei ausgewachsenen Kelchen im allgemeinen länglich polyedrisch. Nur am Grunde des Kelchblattes sind sie mehr isodiametrisch, an den Rändern und besonders im oberen Teil sind sie schmal mit häufig etwas welligen Seitenwänden. In ganz jungen Kelchblättern (etwa 0,5 mM und kleiner) sind die Epidermiszellen noch ziemlich gleichförmig.

Zwischen den übrigen Zellen liegen die gut entwickelten

[1]) Contrib. from the Bot. Lab. of Pennsylvania I. S. 37. (1892).

[2]) Bnd. II. S. 467. Fusznote.

und gut funktionierenden Stomata. An den Rändern und meistens auch auf der Auszenseite des Kelchblattes sitzen Drüsen von genau derselben Entwickelung, Bau und Form, wie sie von den Laubblättern und den Tentakeln bekannt sind. Zwischen den randständigen Drüsen und meistens damit alternieend findet man kleine Blattzähne, welche an ihrer Spitze eine Spaltöffnung oder eine Wasserspalte tragen.

Die Beobachtung des Zellinhalts wird von den unter der Epidermis gelegenen Parenchymzellen nicht wesentlich gestört, nur nach der Spitze und am Rande wird die Klarheit des Bildes etwas beeinträchtigt von den, in geräumigen Luftkammern anwesenden Luftblasen.

In allen Epidermiszellen befinden sich zahlreiche, grosze Chlorophyllkörner, meistens mit gröszeren Stärkekörnern oder stärkeähnlichen Einschlüssen. In den Zellen, welche in der Mitte des Kelchblattes gelegen sind, liegen ein bis drei kugelige, stark lichtbrechende Körper, welche in abs. Alkohol nur teilweise und schwierig löslich sind, dagegen in Aether und Chloroform sich leicht auflösen und die sich mit Alkannatinktur schön rosa farben, somit wohl aus Fett bestehen. Diese Fettkugeln sind im oberen dritten Teil des Kelchblattes gröszer und zahlreicher, wodurch der übrige Zellinhalt schwieriger zu erkennen ist.

Das Protoplasma bildet in gesunden Zellen zahlreiche feine Stränge und schlieszt einige groszen Vakuolen ein. In den Protoplasmasträngen beobachtet man eine meistens schwache Strömung, bisweilen nur Glitzbewegungen der Körner. Diese Bewegungen werden durch Temperaturerhöhung beschleunigt.

Wenn die Kelchblätter längere Zeit in Wasser liegen, nimmt das Protoplasma Schaumstruktur an und zeigen auch die Chlorophyllkörner eine deutliche Quellung und schlieszlich Vakuolisierung.

Die Gardinerschen Rhabdoide findet man am leichtesten,

wenn man Kelchblätter untersucht von jungen Blüten, welche entweder blühreif sind oder sich schon wieder geschlossen haben. Da die Rhabdoide nicht in allen Zellen vorkommen (mitunter fehlen sie ganz!) suche man in den groszen Zellen, welche in der Mitte des Kelchblattes,

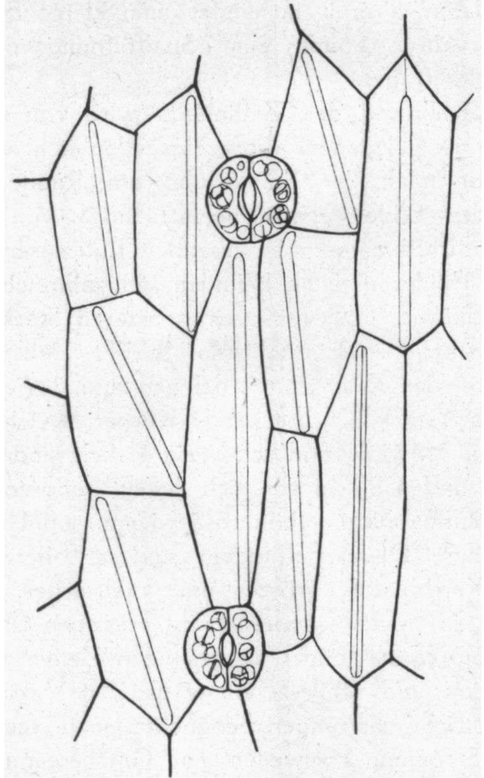


Fig. 1. Einige Epidermiszellen mit Rhabdoiden. Der übrige Zellinhalt ist fortgelassen. Obj. D. Oc. IV v. Zeiss, (die Figur ist auf $^3/_4$ der urspr. Zeichnung reproduzirt).

etwas über der Insertionsstelle gelegen sind. Es sind zylindrische Körper (die Wände sind auf optischen Querschnitt genau parallell) mit meistens spitz zulaufenden Enden, von 6 bis 10 μ dick. Die Länge variert stark

nach der Längeabmessung der Zelle. Das Eigentümliche der Rhabdoide ist namentlich, dasz sie in weitaus den meisten Fällen so orientiert sind, dasz sie die möglichst grosze Länge haben (Fig. 1). Sie sind also hauptsächlich in der Hauptrichtung der Zellen und des Kelchblattes gelegen und machen dadurch anfänglich den Eindruck, dasz sie vielleicht etwas mit einer Leitung von der Basis bis zur Spitze des Kelches zu schaffen hätten, was jedenfalls nicht zutrifft, da man nicht all zu selten auch Rhabdoide findet, welche quer in der Zelle liegen, also etwa senkrecht zu der Hauptrichtung der Mehrzahl der Rhabdoiden orientiert sind. Viel seltener findet man zwei, drei bis vier Rhabdoide in einer Zelle. Gewöhnlich schmiegen sich dann die weiteren Rhabdoide dem ersten an, es entsteht gleichsam ein Bündel von Rhabdoiden. Ganz ausnahsweise kreuzen sich zwei Rhabdoide und bilden dann Winkel von etwa 90° mit einander.

In den länglichen Zellen, welche die Epidermis des Blütenstiels bilden, reichen die Rhabdoide bisweilen nicht vom einen Ende der Zelle bis zum anderen. Sie bilden dann keine Diagonale, sondern sind dem wandständigen Protoplasma angeschmiegt und erreichen eine Länge bis $^3/_4$ von der gröszten Länge der Zelle. Findet man hin und wieder ein Rhabdoid, das die Zelle durchquert und doch nicht ganz das wandständige Protoplasma erreicht, so ist es damit durch einen feinen Plasmafaden verbunden.

Solche feinen Fäden haften sich auch an den Seiten des Rhabdoids an, welches dadurch doch nicht seine gerade Form verliert, also keine Einschnürungen zeigt..

Die Rhabdoide sind von einer dünnen Plasmahülle umgeben, wie aus der immer zu beobachteten Bewegung von Mikrosomen dem Rhabdoide entlang hervorgeht. Bisweilen kommt es zu kleineren Plasmaansammlungen an den Seiten des Rhabdoids, fast immer findet man solche an den Enden.

Durch diese dickeren Plasmamassen wird die Spitze des Rhabdoids rein passiv hin und her bewegt, was jedenfalls nur ganz langsam stattfindet und also nur bei längerer Beobachtung zu sehen ist (Fig. 2).

Auszer dieser hin- und herschaukelnden Bewegung um eine Gleichgewichtslage zeigen die Rhabdoide keine Bewegungserscheinungen in normalen Zellen. Wird die Protoplasmaströmung in den Zellen durch Temperatur-

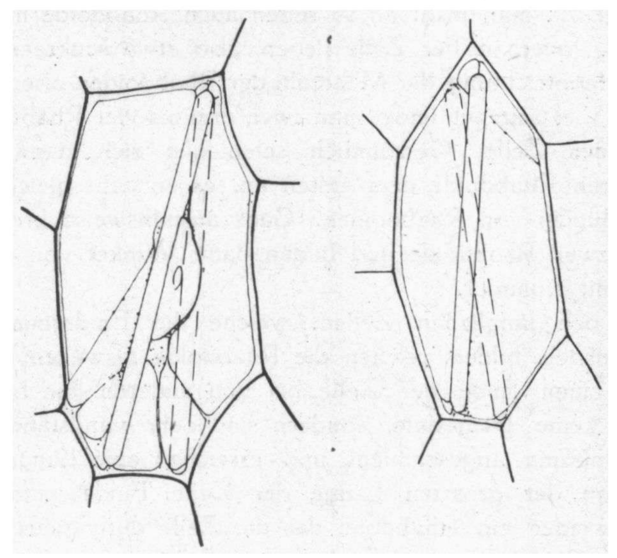


Fig. 2. Die pendelnde Bewegung der Rhabdoide. Das Rhabdoid kam in beiden Fällen nach etwa $^1/_2$ Stunde in den gestrichelten Stand. Obj. D. Oc. IV.

erhöhung beschleunigt, so behalten doch die Rhabdoide ihre ursprüngliche Lage hauptsächlich bei.

Bisweilen fehlt das Rhabdoid in einer Zelle ganz, mitunter konnten sogar Kelche beobachtet werden, welche überhaupt rhabdoidfrei waren. Daraus geht schon hervor, dasz sie nicht von vitaler Bedeutung für die Zelle sind. Zwar musz bemerkt werden, dasz solche rhabdoidlosen

Kelche nur bei Exemplaren von Drosera beobachtet wurden, welche längere Zeit in offenen Glasdosen im Zimmer kultiviert wurden. In den Schlieszzellen der Stomata *fehlen sie ganz und immer*. Auch in den Fruchtkelchen sind sie verschwunden. In den Zellen dieser Kelche sind die Fettkugeln gröszer und zahlreicher, der Gehalt an Stärke der Chlorophyllkörner nimmt aber anfänglich zu, die Zellen sind gleichsam in Reservebehälter umgeändert.

Etwas Ähnliches kann auch in den Zellen der Kelchblattspitze beobachtet werden. Auch diese führen in ganz jungen Kelchen Rhabdoide, in älteren Kelchen sind sie fast immer rhabdoidfrei.

Auch die Zellen der Kronenblätter können Rhabdoide einschlieszen und zwar die chlorophyllführenden Zellen des Basalteils und des Mittelnervs. In den meisten Zellen, welche stark wellige Seitenwände haben mit nach innen vorspringenden Leisten, fehlen sie.

Die Staubfäden sind ganz rhabdoidfrei.

In der Epidermis des Fruchtknotens kommen kurze und etwas dickere Rhabdoide vor, dagegen fehlen sie im Griffel und in den Narben.

Im allgemeinen scheinen also die Rhabdoide vorkommen zu können in chlorophyllführenden Zellen; doch fehlen sie, wie schon bemerkt wurde, in den Schlieszzellen der Stomata immer, und sind sie in der Innenepidermis und in den Parenchymzellen des Kelchblattes jedenfalls selten.

Es ist auffallend, dasz man niemals kleinere oder unvollkommen ausgebildete Rhabdoide findet. Das Rhabdoid ist immer von einer dem Zelldurchmesser ganz oder nahezu gleichkommenden Dimension oder es fehlt ganz. Es kommen also in den ausgewachsenen Zellen keine Entwicklungszustände der Rhabdoide vor. Nur die Zellen der Blütenstielepidermis sind bisweilen gleichsam stärker der Länge nach gestreckt als das Rhabdoid, wie schon vorher bemerkt wurde.

Zur Untersuchung der Entwickelung der Rhabdoide kommen nur ganz kleine Blütenknospen in Betracht von etwa 0.2 bis 0.5 mM Länge. Die Zellen der Kelchepidermis sind hier noch ziemlich isodiametrisch oder länglich sechseckig, mit dichterem Protoplasma und verhältnismäszig

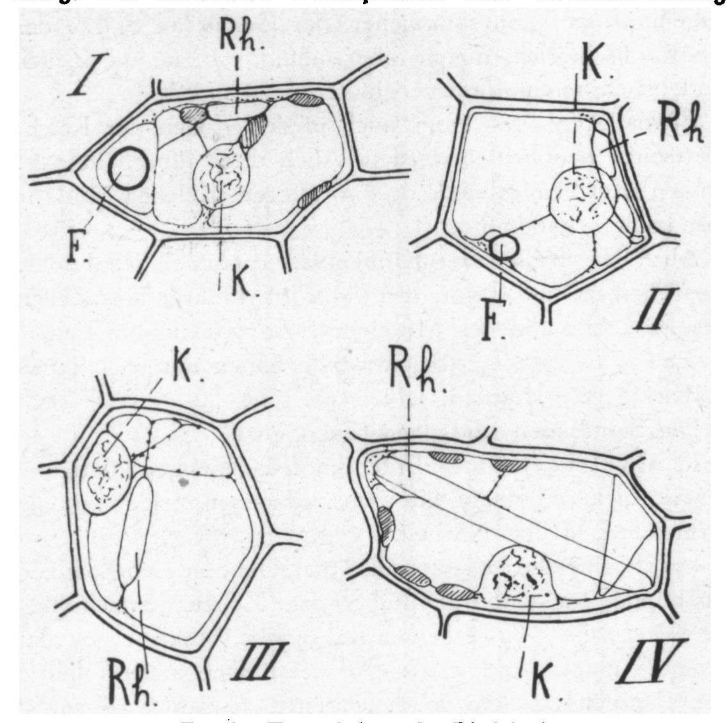


Fig. 3. Entwickelung der Rhabdoide.
I. Junge Zelle mit Anlage eines Rhabdoids.
II. Ein etwas weiter entwickeltes Rhabdoid.
III. Das Rhabdoid verlässt seine wandständige Lage.
IV. Das Rhabdoid hat seinen Diagonalstand erreicht.
Rh. = Rhabdoid, K. = Kern. F. = Fettkugel. Die gestrichelten Körper sind Chlorophyllkörner, welche in II und III fortgelassen sind. Apochr. 2 mM. Oc. IV.

groszem, rundem Kern. (In ausgewachsenen Zellen ist der Kern mehr oder weniger spindelförmig). Auszer Chlorophyllkörnern findet man in den jungen Zellen fast immer

schon kleine Fettkugeln. Gewöhnlich in der Nähe des Zellkernes liegt nun im wandständigen Protoplasma eine Vacuole, welche mit einem stärker lichtbrechenden Stoff gefüllt ist. Diese Vacuole stellt den ersten sichtbaren Entwickelungszustand des Rhabdoids dar. Die jungen Rhabdoide wachsen schnell und strecken sich dabei in die Länge (Fig. 3). Die eigentümlich stab- oder nadelförmige Gestalt entsteht gewisz zum Teil unter dem Einflusz von speziellen formativen Faktoren, zum Teil wird er aber auch durch die ziehende und pressende Kraft des Protoplasmas verursacht. Der anfänglich rundliche Zellkern wird auch in etwas älteren Zellen bald ellipsoidisch und später immer mehr spindelförmig.

Die doppelten und dreifachen Rhabdoide mit paralleler Lagerung erscheinen von ihrem Anfang an doppelt oder dreifach. Die jüngsten Anlagen, welche beobachtet werden konnten, waren schon zwei- oder dreiteilig. Wie aber diese Zwei- oder Dreiteilung aus der ursprünglich wohl einfachen Anlage zu stande gekommen war, konnte ebensowenig beobachtet werden wie die Entstehung von zwei (oder mehreren) Rhabdoiden in gekreuzter Lage. Diese sind wohl hervorgegangen aus zwei von einander unabhängigen Anlagen, welche sich in verschiedene Richtungen weiter entwickelt haben.

Es zeigt sich weiter, dasz die Rhabdoide ursprünglich in fast allen Zellen der Aussenepidermis angelegt werden und auch zur Ausbildung gelangen. (In den jungen Schlieszzellen der Stomata konnten niemals Rhabdoidanlagen beobachtet werden). In den Kelchen von Blütenknospen von 0,5 mM aufwärts (bisweilen schon bei Kelchen von 0,25 bis 0,3 mM!) führen weitaus die meisten Zellen Rhabdoide. Beim weiteren Wachstum der Blüte verschwinden sie in vielen Zellen, zumal in den Zellen der Kelchblattspitze und in den Randzellen. Dasz dies mit Stoffwechseländerungen der Zelle zusammenhängt, ist sehr

wahrscheinlich und wird weiter unten noch besprochen werden.

Die ersten Versuche, die Rhabdoide zu fixieren mit den schon von Gardiner für Drosera dichotoma angegebenen Mitteln, verfehlten ganz. Gardiner gibt als Fixiermittel für die ganannte Drosera-art an: absolute Alkohol, Chromsäure und wässerige Pikrinsäurelösung, sagt aber schon: „The plastoid in fixed to some extent by Alcohol or chromic acid". Tatsächlich sind auch für Drosera rotundifolia diese Fixiermittel ungeeignet. In absolutem Alkohol bleibt von den Rhabdoiden nur ein gänzlich verbogener Rest übrig, in der Form eines Fadens, welcher zwar nahezu die ursprüngliche Lage des Rhabdoids markiert, aber von der Form dieses Körpers kein deutliches Bild gibt.

In Chromsäure von 1 bis 2 % entsteht in den Zellen ein von Gerbstoffen herrührender Niederschlag, wodurch von den zarten Rhabdoiden nichts mehr zu sehen ist. Später löst sich dieser Niederschlag, aber auch die Rhabdoide sind dann nicht mehr in der ursprünglichen Gestalt übrig. Überdies werden die Kelchblätter wie auch die ganzen Blütenknospen von der Chromsäure so stark angegriffen, dasz eine längere Einwirkung dieses Fixiermittels nicht zulässig ist. Bessere Resultate gibt jedenfalls die wässerige Lösung von Pikrinsäure. Doch bekommt man durch diese fixierte Präparate durchaus keinen klareren Eindruck von der Gestalt und der Natur des Rhabdoids und es ist fraglich, ob auch durch nachfolgende Färbungen viel aufgeklärt werden kann, da nur eine plasmatische Hülle übrig bleibt.

Gardiner gibt an, dasz die in Pikrinsäure fixierten Rhabdoide leicht und augenblicklich durch Hofmanns Blau gefärbt werden, sagt aber nicht, wie sich der übrige Zellinhalt diesem Farbstoff gegenüber beträgt. Da Hofmanns Blau nicht zur Verfügung stand, konnte diese Tinktion

nicht an den Rhabdoiden der Drosera rotundifolia versucht werden, aber es zeigte sich, dasz mit zahlreichen anderen Farbstofflösungen mehr oder weniger schöne Färbungen erhalten werden konnten. Dabei wurde aber immer dem Rhabdoid nicht oder nicht viel stärker gefärbt als der übrige Zellinhalt. Wahrscheinlich ist, wie schon bemerkt wurde, bei der Einwirkung der Pikrinsäure, das Rhabdoid gänzlich verschwunden und nur die zarte Plasmahülle übrig geblieben. Diese Hülle färbt sich natürlich in demselben Masze wie das übrige Protoplasma und wenn der zylindrische Hohlraum des Rhabdoids mit Farbstofflösung gefüllt ist, kann man sogar den Eindruck einer kräftigeren Färbung bekommen.

Beim Studium der Einwirkung einer Reihe von sehr verschiedenen Stoffen auf die Rhabdoide stellte sich heraus, dasz diese Gebilde sehr empfindlich sind. Allerhand Störungen im Leben der ganzen Zelle spiegeln sich in das Benehmen des Rhabdoids ab. Von zahlreichen Stoffen wird das Rhabdoid nach kürzerer oder längerer Zeit angegriffen, wobei es unter ganz eigentümlichen Desorganisationserscheinungen schlieszlich zu Grunde geht.

Werden die Zellen mit KNO_3-lösung von etwa 15 % plasmolysiert, so wird auch das Rhabdoid alsbald angegriffen. Zuerst verliert es seine genau parallele Begrenzung, es quillt stellenweise etwas auf, während es an anderen Stellen eingeschnürt wird. Die gequollenen Stellen runden sich alsbald ab zu vollkommenen Kugeln, die eingeschnürten Teile werden fadenförmig ausgezogen. Im allgemeinen verläuft noch nicht voll eine Minute zwischen dem normalen Zustand und dem Moment der kugeligen Desorganisation.

Es wollte nicht gelingen, auf irgend welche Weise die ursprüngliche Form des Rhabdoids wieder herzustellen. Das könnte von vornherein einleuchtend erscheinen, wenn nicht G a r d i n e r eine Regeneration der Rhabdoide von

Drosera dichotoma beschrieben hätte. Wenn bei der Aggregation die Bewegung in der Zelle schneller wird, wird das Rhabdoid erst gebogen, um dann eine spindelförmige Gestalt anzunehmen, welche später in eine kugelige übergeht. Auch kommt es bisweilen zur Bildung von 2 oder mehreren Kugeln. Wie man sich die Regeneration dieser Kugeln zu einem einzigen Rhabdoid zu denken hat, ist aus Gardiners Beschreibung nicht zu entnehmen. Er gibt aber an, dasz die spindelförmigen Rhabdoiden durch Wiederherstellung des Turgors in die normale Form zurückkehren. Vielleicht hat auch Gardiner nur die Regeneration der spindelförmigen Rhabdoiden beobachtet.

Das gelingt auch bei Drosera rotundifolia, wenn nach eingetretener Plasmolyse sofort mit Wasser ausgespühlt wird. Haben sich aber bereits Kugeln gebildet, so konnte auf keine Weise eine Regeneration erzielt werden.

Was unter normalen Umständen mit dem Rhabdoid nach Beëndigung der Aggregation stattfindet, wird von Gardiner nicht beschrieben. In den Epidermiszellen der Kelchblätter finden überhaupt keine Aggregationserscheinungen statt, wie von vornherein zu erwarten war und es konnte also diese Sache nicht weiter verfolgt werden. Wenn aber in den Zellen der abgerissenen Kelchblätter eine kugelige Desorganisation des Rhabdoids eintrat, so wurde nie eine vollständige Regeneration beobachtet.

Wie schon oben bemerkt wurde, konnte die Desorganisation des Rhabdoids auf die verschiedensten Weisen herbeigeführt werden. Es gelingt z.B. durch festes Aufdrücken des Deckglases, und durch Druck der ganzen Blütenknospe zwischen den Fingerspitzen. Gardiner gibt an, dasz elektrische Schläge eine spindelförmige oder kugelige Desorganisation zur Folge hatten. Sogar konnte das Rhabdoid dadurch perlschnurförmig werden.

Auch unter dem Einflusz zahlreicher chemischen Agentien findet eine ähnliche kugelige Desorganisation des Rhabdoids

statt. Als solche können genannt werden: Methylalkohol, aethylalkohol (nur absolute Alkohol scheint so schnell tötend auf die plasmatische Hülle des Rhabdoids einwirken zu können, dasz der Inhalt des Rhabdoids Gelegenheit findet, sich in dem Alkohol zu lösen, wodurch die kugelige oder blasige Anschwellung mehr oder weniger hinterbleibt), Aether, Chloroform, Benzol, Essigsäure, Salzsäure, Salpetersäure, Schwefelsäure, allerhand verschiedene Salze wie K_2CO_3, Na_2CO_3, $CaCl_2$, $BaCl_2$, $MgSO_4$, $ZnSO_4$, $CuSO_4$, $FeSO_4$, $NiSO_4$, $AuCl_3$, $SnCl_2$, $HgCl_2$ und andere verursachen die blasige oder kugelige Desorganisation

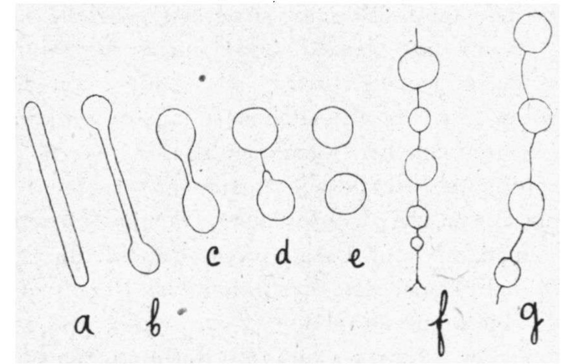


Fig. 4. Desorganisation der Rhabdoide.
a—e durch Druck eingetretene Desorganisation.
f—g durch Einwirkung von Pikrinsäure. Obj. D. Oc. IV.

(Fig. 4). Häufig treten aber unter dem Einflusz solcher Salze Nebenerscheinungen ein, welche die Beobachtung des weiteren Schicksals des Rhabdoids sehr erschweren. Die Zellen sind besonders reich an Gerbstoffen, wodurch bei Einwirkung von $K_2Cr_2O_7$ und $FeSO_4$ alsbald starke, dunkelfarbige Niederschläge entstehen, welche es unmöglich machen, die Desorganisation des Rhabdoids zu beobachten.

Werden stark verdünnte Salzlösungen benützt, so treten die Desorganisationserscheinungen entsprechend später ein,

sind aber keineswegs leichter zu studieren, da sich in fast allen Zellen nach kürzerer oder längerer Zeit zahlreiche Körnchen bilden, welche Brown'sche Molekularbewegung zeigen und die Durchsichtigkeit des Protaplasma sehr beeinträchtigen. Solche Trübungen durch „Proteosomen" werden besonders auffällig verursacht durch NH_4OH, KOH, $NaOH$, Na_2CO_3, $(NH_4)_2CO_3$ und andere basisch reagierende Stoffen, welche aber alle schlieszlich die blasige Desorganisation der Rhabdoide herbeiführen.

In Aluminiumsalzlösungen unterbleibt die Desorganisation längere Zeit. Bekanntlich haben Al-ionen das Eigentümliche, dasz sie die Plasmolysirbarkeit der Zelle aufheben können. Wenn also das Rhabdoid nicht von Aluminiumsalzlösungen angegriffen wird, wohl aber von den verschiedensten anderen Salzlösungen, so müssen wir annehmen, dasz die eigentümlichen kugeligen Blasen, welche bei der Degeneration des Rhabdoids entstehen, verursacht werden durch plasmolytische Wirkungen. Da die Degeneration schlieszlich immer zur Bildung von Kugeln führt, müssen wir auch annehmen, dasz der Inhalt des Rhabdoids flüssig ist. Da weiter die Rhabdoide von einer plasmatischen Hülle umgeben sind, wie aus der Farbung mit Jodlösung in Wasser und mit Millons Reagenz hervorgeht und was auch direct zu beobachten ist an den Strömungserscheinungen dem Rhabdoid entlang, können wir annehmen, dasz die Rhabdoide Vacuolen sind. (Auch der Zellkern kann bisweilen beobachtet werden, indem er dem Rhabdoid entlang sich äusserst langsam fortbewegt, oder sich augenscheinlich in Ruhe befindet. In allen beobachteten Fällen war der Zellkern sehr in der Länge ausgezogen, was wohl auf stärkere Spannungen in der, das Rhabdoid umhüllenden, Plasmaschicht deutet).

Die jüngsten Zustände der Rhabdoide, welche schon vorhin als Vacuolen beschrieben sind, zeigen hauptsächlich dieselben Degenerationserscheinungen, also Auflösung der

Rhabdoidanlage in ein oder zwei Kugeln. Die kleinen Dimensionen und die verhältnismäszig groszen Clorophyllkörner, der grosze, runde Zellkern und die dickeren Plasmamassen können die Beobachtung erschweren, es gelingt schlieszlich aber ohne besondere Schwierigkeiten die helle Kugel aufzufinden, die aus der Rhabdoidanlage nach Einwirkung von einem der obengenannten Reagentien hervorgegangen ist.

Die junge Rhabdoidanlage wächst ursprünglich sehr schnell. Es gelingt nur schwierig, Übergangsstadien aufzufinden zwischen der kurz elliptischen oder fast kugeligen Anlage und dem fertigen, stabförmigen Rhabdoid (Fig. 3). In der Zeit, worin das erste Längenwachstum stattfindet, vollzieht sich auch die Umlagerung des Rhabdoids. Ursprünglich im wandständigen Protoplasma gelegen, wird das Rhabdoid in den meisten Fällen alsbald so orientiert, dasz es eine Diagonalrichtung in der Zelle annimmt. Meistens ist es in der Richtung der längsten Diagonale gelegen. Es macht den Eindruck, alsob das Rhabdoid von der Protoplasmabewegung mitgenommen wird, bis es eine Lage bekommen hat, welche nicht weiter geändert werden kann. Das ist der Fall, wenn es die gröszte Längendimension erreicht hat, welche in der Zelle überhaupt für einen stabförmigen Körper möglich ist. Eine weitere Volumzunahme kann dann nur durch Verdickung des Rhabdoids stattfinden, da Biegung nicht beobachtet wurde. (Zwar kommen in vereinzelten Fällen Rhabdoide vor, welche plötzlich geknickt sind, wobei die beiden Stücke einen stumpfen Winkel bilden; doch sind das offenbar abnorme Formen, welche unter dem Einflusz von Spannungen im Protoplasma entstehen. Es war namentlich immer ein starker Plasmafaden genau an dem Punkte angeheftet, wo die Biegung eintrat; das ursprünglich wahrscheinlich gerade Rhabdoid war erst später geknickt worden).

Dasz auch Rhabdoide vorkommen, welche in der Richtung einer kürzeren Diagonale liegen, kann vielleicht so erklärt worden, dasz auch hier nur dann ein Lagenwechsel eintreten kann, wenn das Rhabdoid sich verkürzt, was bei der ziemlich groszen Starrheit dieser Gebilde offenbar nicht leicht möglich ist.

Wie schon vorher bemerkt wurde, kann die schwach pendelnde Bewegung der Rhabdoide direkt beobachtet werden (Fig. 2). Sucht man eine Zelle aus, worin eine etwas lebhaftere Protoplasmaströmung vorkommt, oder wird die Strömung durch Temperaturerhöhung beschleunigt, so kann man beobachten, wie die gewöhnlich spitzen Enden des Rhabdoids langsam um eine Gleichgewichtslage schaukeln. Das Protoplasma strömt dem Rhabdoid entlang, das dabei gleichsam als Wellenbrecher fungiert und in fortwährender Bewegung ist.

Wenden wir uns zuletzt der Bedeutung der Rhabdoide zu. Gardiner meint, sie könnten Reservestoffe enthalten, welche bei der Reizung seiner Drosera-art und auch von Dionaea verbraucht werden. Er findet namentlich, dasz sie sowohl bei Drosera wie bei Dionaea nach Reizung merkbar kleiner werden. Da aber die Rhabdoide auch in den Blüten vorkommen, können sie jedenfalls nicht allein eine Bedeutung haben, welche mit den Reizerscheinungen der insektivoren Pflanzen in Beziehung steht. Übrigens hat schon Macfarlane die Groszenabnahme der Rhabdoide nach Reizung der Pflanze in Abrede gestellt. Wie gesagt können die Rhabdoide in fast *allen* Chlorophyll führenden Zellen vorkommen, mit Ausnahme der Schlieszzellen der Stomata. Daraus scheint hervorzugehen, dasz sie mit Stoffen oder mit einem Stoff gefüllt sind, welcher bei der Photosynthese gebildet wird. Die älteren Zellen, welche sich mit Fettkugeln mehr oder weniger ausfüllen, sind wieder rhabdoidfrei. Man findet diese rhabdoidfreien Zellen hauptsächlich am oberen dritten Teil der Aussenepidermis

von Fruchtkelchblättern. Diese Zellen enthalten ausser Fett viel Gerbstoff, der interzelluläre Stoffwechsel hört zwischen ihnen auf, wie aus den verdickten Zellwänden und der langsamen Degeneration des Protoplasma hervorgeht. Daraus erklärt sich wahrscheinlich auch der zunehmende Gehalt an Anthozyan, das, nach Koning und Heinsius [1]) auftritt in Zellen, worin Anhäufung von Assimilationsproducten durch Verhinderung des Transports stattfindet.

Auch die Zellen der Innenepidermis der Kelchblätter sind ganz oder grosztenteils rhabdoidfrei. Da die Droserablüten sich bei ungünstiger Witterung gar nicht öffnen und an sonnigen Tagen nur auf einigen Stunden geöffnet sind, kann man annehmen, dasz die Assimilationstätigkeit der Innenepidermis eine weit geringere ist, als die der Aussenepidermis, woraus sich, nach obiger Annahme, das Fehlen der Rhabdoide erklären läszt.

Über die Natur der farblosen Flüssigkeit, welche die Rhabdoide ausfüllt, kann nichts Bestimmtes mitgeteilt werden. Bei Einwirkung der verschiedensten Reagentien findet zwar eine Desorganisation des Rhabdoids statt, aber die blasigen Gebilde, welche dabei entstehen, zeigen keine einzige charakteristische Reaktion und lösen sich allmählich in der umgebenden Flüssigkeit. Die hellen Kugeln verschwinden, ohne dasz es zur Fällung oder Kristallisation irgend eines beobachtbaren Stoffes kommt.

Da die Rhabdoide in den Chlorophyll führenden Zellen sehr frühzeitig auftreten und in älteren, Fett speichernden Zellen wieder fehlen, kann man Gardiner beistimmen, wenn er sagt, dasz sie eine Art von Reservestoffbehältern darstellen. Die Schlieszzellen der Stomata, welche durch Bau und Funktion von den übrigen Epidermiszellen ab-

[1]) C. J. Koning en Dr. H. W. Heinsius. De beteekenis en het ontstaan van het anthocyaan in bladeren. Ned. Kruidk. Arch. 1903. pg. 1011 u. f.

weichen, führen zwar niemals Rhabdoide, schlieszen aber in ihren Chlorophyllkörnern grosze Stärkekörner ein. Die Chlorophyllkörner der übrigen Epidermiszellen führen zwar auch Stärke, welche sich aber, aus irgend welchem Grunde, schwieriger mit Jodlösungen blau färbt als die Stärke in den Schlieszzellen.

Es wäre wohl von Interesse zu untersuchen, ob die Rhabdoide nicht nur bei *Drosera* und *Dionaea*, sondern auch bei *Drosophyllum* und *Aldrovanda* vorkommen. Letztgenannte Pflanze wird voraussichtlich durch ihre ganz abweichenden Lebensbedingungen wohl eine Ausnahme machen.